Zur Kenntnis der spanischen Feldmaus (*Microtus arvalis asturianus* Miller, 1908)

Mit Überlegungen über den biologischen Erfolg der kleineren Feldmaus-Formen

Von FRITZ FRANK

(Institut für Grünlandschädlinge der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Oldenburg i. O.)

Einleitung

Nachdem die auf neues Material gestützte Prüfung bestätigt hat, daß der von Miller (1908) beschriebene *Microtus asturianus* zusammen mit der Orkney-Feldmaus (*M. a. orcadensis* Millais, 1904) und der Guernsey-Feldmaus (*M. a. sarnius* Miller, 1909) als große Randform von *M. arvalis* anzusehen ist (Niethammer, Niethammer und Abs 1964), war es dank der persönlichen Bemühungen von Herrn Professor Niethammer nunmehr auch möglich, die spanische Feldmaus im Laboratorium zu züchten und die morphologischen Daten durch ebenso aufschlußreiche biologische Daten zu ergänzen.

Am 4. April 1967 fing Günther Niethammer bei Calzada de Don Diego (ca. 30 km westlich Salamanca) unter Steineichen und Gebüsch neben 10 toten *asturianus* ein lebendes Weibchen, das den Transport nach Deutschland überstand und am 11. April in Oldenburg eintraf, wo es am 27. April einen Wurf mit 6 Jungen zur Welt brachte. Mit diesem Ausgangsmaterial konnte sowohl eine Rein-Zucht wie eine Kreuzungszucht mit deutschen *M. a. arvalis* durchgeführt werden. Die erste brachte bis zur fünften Nachzuchtgeneration 412 Individuen, die Hybridenzucht 113 Individuen.

Ergebnisse

F e r t i l i t ä t d e r H y b r i d e n

M. arvalis asturianus läßt sich ungeachtet des erheblichen Größenunterschiedes ebenso wie *M. a. orcadensis* (nach Zimmermann 1959) problemlos mit *M. a. arvalis* zusammenhalten und mit ihm kreuzen, wobei alle Generationen uneingeschränkt fertil sind.

K ö r p e r m a ß e

Die Werte des ein Jahr nach dem Fang in einem vermutlichen Alter von ± 1½ Jahren abgetöteten Ursprungs-Weibchens sind: Gewicht 64 g, Körperlänge 125 mm, Schwanzlänge 43 mm, Hinterfußlänge 19 mm, Ohrlänge 14 mm, Schädellänge (CB) 29,3 mm, Jochbogenbreite 17,6 mm. Die in verschiedenen Altersklassen erreichten Körpergewichte und Schädellängen seiner Nachkommen können

Tab. 1. Körpergewicht gezüchteter *M. arvalis asturianus* in g. Vergleichswerte von *M. a. arvalis* in Dünndruck.

Alter in Monaten	♂♂				♀♀			
	n	min	max	x̄	n	min	max	x̄
1/2 — 1	28	11,7	24,8	18,20	17	9,0	24,7	16,52
	32	7,0	32,0	14,00	35	7,0	23,0	13,20
1 — 2	37	19,5	40,3	30,0	36	17,3	32,0	24,39
	190	10,0	36,0	18,90	215	9,0	34,0	16,70
2 — 3	10	33,0	52,3	44,03	5	22,2	41,1	35,16
	100	11,0	43,0	21,30	119	11,0	34,0	19,20
3 — 9	21	27,6	76,5	52,34	17	24,2	70,3	49,86
	433	11,0	56,0	27,70	575	11,0	55,0	24,90

Tab. 2. Condylobasal-Länge gezüchteter *M. arvalis asturianus* in mm. Vergleichswerte von *M. a. arvalis* in Dünndruck.

Alter in Monaten	♂♂				♀♀			
	n	min	max	x̄	n	min	max	x̄
1/2 — 1	44	19,2	23,9	21,52	30	18,8	23,7	21,25
	20	17,2	20,8	19,40	14	17,2	20,3	19,40
1 — 2	46	22,1	26,8	24,03	49	20,8	26,4	23,57
	131	18,8	24,3	21,40	149	18,8	23,3	21,30
2 — 3	10	24,5	26,9	25,95	5	25,9	26,6	26,22
	90	18,8	24,3	22,10	110	20,3	25,3	22,00
3 — 9	22	25,0	29,6	27,46	17	26,1	28 1	27,00
	394	20,3	25,8	23,40	463	20,3	26,3	23,00

zusammen mit den Vergleichswerten unter gleichen Bedingungen gehaltener *M. a. arvalis* (nach Frank und Zimmermann 1957) aus den Tabellen 1 und 2 entnommen werden. Erwähnenswert ist, daß sowohl das spanische Original-Weibchen wie einige seiner Nachkommen das bisher im Freiland ermittelte Schädellängen-Maximum übertreffen.

Schädelleisten

Die interorbitalen Cristae sind frühestens im zweiten Lebensmonat erkennbar und frühestens im fünften vereinigt (bei *M. a. arvalis* z. T. schon im dritten). Sehr auffallend ist die bogenförmige Querleiste am Hinterhaupt, die den rechten Winkel zwischen Schädeldach und Schädelrückwand markiert, bereits im Alter von 3—4 Wochen bei 63 % der Männchen und 45 % der Weibchen entwickelt ist und mit zunehmendem Alter immer kräftiger und kammartiger wird. Nach dem mir vorliegenden Vergleichsmaterial ist diese Querleiste am *orcadensis*-Schädel schwächer

und am *arvalis*-Schädel erheblich schwächer ausgebildet als am *asturianus*-Schädel, der ausgewachsen überhaupt viel kantiger und strukturierter wirkt.

Ausbildunng des m^3

Der dritte obere Molar repräsentiert beim spanischen Ursprungs-Weibchen den normalen Vier-Schlingen-Typ, den auch seine sämtlichen Jungen aufweisen. Der spanische Vater seines noch vor dem Fang konzipierten ersten Wurfes muß jedoch den vereinfachten Simplex-Typ besessen haben. Denn dieser trat in der zweiten Nachzuchtgeneration zu 22 % in Erscheinung, um dann in den folgenden Generationen, in denen sich Rückkreuzung mit dem Ursprungs-Weibchen auswirkte, bald wieder zu verschwinden. Insgesamt war der Simplex-Typ bei 10,1 % der bisher untersuchten 247 Reinzucht-Tiere vertreten.

Haarkleid und Färbung

Am lebenden Tier wirkt das Haarkleid von *asturianus* ebenso wie das von *arvalis* glatt und stumpf (also nicht stichelhaarig wie bei *M. agrestis* oder glänzend wie bei *M. oeconomus*). Die Färbung der Oldenburger Zuchttiere war zunächst sehr einheitlich und entsprach ganz der des spanischen Ausgangs-Weibchens. Der von den Grannen-Enden bestimmte Gesamtcharakter ist lehmgrau ohne wesentliche Beimischung von Gelb- oder Rosttönen (Oberseite etwa Dresden Brown XV bis Succard's Umber XXIX, aber wesentlich heller, Flanken Tawny Olive XXIX bis Buckthorn Brown XV, aber heller; nach Ridgway). In den späteren Reinzuchtgenerationen traten dann aber auch Individuen mit stärkerer Rosttönung auf (etwa Snuff Brown XXIX, aber heller), die schon ganz etwas an *orcadensis* erinnerten, aber nicht entfernt dessen Färbungsintensität und -dichte erreichten.

Bereits in der zweiten Reinzucht-Generation trat rezessive Scheckung (s-Gen) in Erscheinung, die sich in den folgenden Generationen wie bei *arvalis* quantitativ (Penetranz) und qualitativ (stärkere Ausprägung beim einzelnen Individium) verstärkte. Daraus ist zu schließen, daß gescheckte Individuen auch in der Ursprungspopulation ziemlich regelmäßig vorkommen müssen.

Temperament und Verträglichkeit

Das spanische Ursprungs-Weibchen war von Anfang an derart friedfertig und umgänglich, daß ich zunächst in Unkenntnis des Fangdatums vermutete, es habe schon wochen-, wenn nicht monatelang in Gefangenschaft gelebt. Auch alle seine Nachkommen sind ausgesprochen ruhig, reagieren auf das Ergriffenwerden längst nicht so exaltiert wie viele mitteleuropäische Feldmäuse und beißen viel seltener als diese. Auch im Zusammenleben mit Artgenossen gab es anders als bei *arvalis* keine nennenswerten Beißereien und überhaupt keine Verluste durch intraspezifische Auseinandersetzungen. *Asturianus* ist also entschieden weniger aggressiv und besitzt offensichtlich ein höheres Maß an sozialer Toleranz als *arvalis*. Dafür

spricht auch sein konzentriertes Vorkommen in „Kolonien", das die Niethammers im natürlichen Verbreitungsgebiet feststellten.

Lautäußerungen

Die Drohrufe von *asturianus* und *arvalis* sind verschieden. Wie schon G. Niethammer aufgefallen war, klingt der Drohruf von *asturianus* wesentlich rauher und gedämpfter als das helle und schrille *djip* von *arvalis* und läßt sich am besten durch ein „gequetschtes" *tschät* wiedergeben, dessen Charakter mehr an die entsprechenden Lautäußerungen von *M. oeconomus* und *M. agrestis* erinnert.

In der Hybridenzucht zeigte der *asturianus*-Ruf eine gewisse Dominanz, denn die Drohrufe der F_1-Hybriden (n = 81) entsprachen zu 43,2 % dem *asturianus*-Typ und nur zu 23,5 % dem *arvalis*-Typ, während der Rest von 33,3 % als intermediärer „Mischtyp" empfunden wurde. In der Rückkreuzung zu *asturianus* trat der *arvalis*-Typ überhaupt nicht mehr in Erscheinung und *asturianus*-Typ und „Mischtyp" zu etwa gleichen Teilen, doch sind die n-Werte hier zu klein, um exakte Angaben machen zu können.

Nahrungspräferenz

Einschließlich des Ursprungs-Weibchens bevorzugten die Oldenburger *asturianus* das gleiche Futter wie mitteleuropäische Feldmäuse. Aus frischgeschnittenem Grünfutter fraßen sie zuerst den Klee, den Löwenzahn und ähnlich beliebte Kräuter heraus sowie die saftigsten (basalen) Teile der Gräser. Auch Äpfel und Mohrrüben waren sehr beliebt, während das Bedürfnis nach Sämereien (z. B. Hafer) geringer zu sein schien als bei *arvalis*. Noch mehr als bei diesem fiel das emsige Eintragen der Nahrung in den „Bau", d. h. den Nestkasten, auf.

Fortpflanzung

Die Spanier vermehrten sich in Oldenburg das ganze Jahr hindurch. Das Ursprungs-Weibchen brachte von April bis Dezember 7 Würfe, eine ihrer Töchter in 11 Monaten 12 Würfe. Die Geschlechtsreife trat nicht so extrem früh ein wie bei mitteleuropäischen *arvalis*-Weibchen; die früheste Konzeption erfolgte mit 28, der früheste Wurf mit 50 Tagen. Wie bei allen Microtinen dominiert die post-partum-Kopula, der 81 % aller Folgewürfe entstammten. Die Tragzeit schwankte zwischen 20 und 27 Tagen, lag zu 86 % zwischen 21 und 25 Tagen und dauert mit einem Mittel von 22,8 Tagen zwei Tage länger als bei der mitteleuropäischen Feldmaus. Die Wurfstärke (n = 75) schwankte zwischen 1 und 9 (Junge pro Wurf) und lag mit einem Mittel von 5,47 (beim spanischen Ursprungs-Weibchen 5,7) nicht unerheblich höher als bei der unter gleichen Bedingungen gehaltenen mitteleuropäischen *arvalis* (4,36 nach Frank 1956, 3,97 nach Reichstein 1964) und vor allem bei *orcadensis* (2,99 nach Zimmermann 1959, 2,67 nach Leslie *et al.* 1955).

Geburtsgewicht

Das Geburtsgewicht schwankte bei den 40 Jungen des spanischen Ursprungs-Weibchens von 1,8—3,4 g (Mittel 2,78 g), bei 133 von dessen Töchtern und Enkelinnen geborenen Jungen von 1,6—3,3 g (Mittel 2,61 g) und sank dann in den weiteren Generationen vermutlich infolge Inzuchtdepression auf 1,5—3,2 g (Mittel 2,44 g). Insgesamt ergab sich bei 348 termingerecht gewogenen Jungen ein Schwankungsbereich von 1,5—3,4 g (im einzigen Einer-Wurf 4,1 g!) und ein Mittel von 2,53 g. Das Geburtsgewicht von *asturianus* entspricht damit dem von *Microtus oeconomus stimmingi* (s. Frank und Zimmermann 1956), erreicht aber nicht das von M. *arvalis orcadensis,* dessen Mittel nach Zimmermann (1959) bei 3,2 g liegt.

Auf der andern Seite liegt das Geburtsgewicht von *asturianus* natürlich erheblich über dem des mitteleuropäischen *M. a. arvalis,* der nur ein Mittel von 1,92 bzw. 1,99 erreicht (Frank 1956, Reichstein 1964). Bei 70 F_1-Hybriden mit *arvalis*-Mutter ergab sich in der Oldenburger Zucht ein Schwankungsbereich von 1,7 bis 2,9 g und ein Mittel von 2,26 g, das genau so intermediär liegt wie das von Zimmermann (1959) bei *orcadensis* × *arvalis*-Hybriden ermittelte. Allerdings zeigen 28 weitere F_1-Hybriden mit *asturianus*-Mutter mit einem *asturianus*-gleichen Mittel von 2,53 g, daß das Geburtsgewicht nicht nur genetisch determiniert ist, sondern stark von der Größe des Muttertieres beeinflußt wird.

Augenöffnung

Bei *arvalis* öffnen sich die Augen zwischen dem (8.) 9.—11. (12.), bei *orcadensis* nach Zimmermann (1959) zwischen dem 11.—13. Lebenstag. *Asturianus* entspricht in dieser Hinsicht der Orkney-Feldmaus und öffnet die Augen zwischen dem (10.) 11.—13. (14.) Tag. Von insgesamt 297 registrierten Jungen blinzelten 1,7 % am 10., 35,4 % am 11., 43,4 % am 12., 16,5 % am 13. und 3,0 % am 14. Lebenstag.

Bei 88 *arvalis* × *asturianus*-F_1-Hybriden lag die Augenöffnung zwischen dem (9.) 10.—11. (12.) Tag. Als Faustregel läßt sich sagen, daß sich die Augen bei *arvalis* überwiegend am 10., bei den Hybriden am 11. und bei *asturianus* am 12. Lebenstag öffnen, so daß sich die Hybriden ebenso intermediär verhalten, wie es Zimmermann schon bei den *arvalis* × *orcadensis*-Hybriden festgestellt hatte.

Diskussion der Ergebnisse

Die vorliegende Untersuchung hat die auf morphologische Befunde gestützte Erkenntnis in vollem Umfang bestätigt, daß der spanische *Microtus asturianus* eine Subspezies von *Microtus arvalis* und von dessen mitteleuropäischer Subspezies *arvalis* durch keine Sterilitätsschranke getrennt ist. Biologisch unterscheidet er sich von dieser vor allem durch abweichende Lautäußerungen, durch eine erheblich geringere Aggressivität, durch eine um zwei Tage längere Tragzeit und durch eine

längere Jugendentwicklung (Augenöffnung zwei Tage später, spätere Geschlechtsreife). Da im Augenöffnungstermin völlige Übereinstimmung mit der Orkney-Feldmaus besteht, ist gleiches wohl auch für die Guernsey-Feldmaus anzunehmen. So erhebliche Unterschiede treten innerhalb der gleichen Nager-Art sonst kaum in Erscheinung und wären ohne das Kreuzungsexperiment als gravierende Indizien für Artverschiedenheit gewertet worden. Sie sprechen auf jeden Fall für eine schon sehr lange währende Trennung der großen und der kleinen *arvalis*-Formen.

Wenn man die längere Tragzeit und Jugendentwicklung als ursprünglicher wertet, dürften die hier vorgelegten Befunde insgesamt die These stützen, daß die großen Randformen von *M. arvalis* Relikte einer einstmals in ganz Europa verbreiteten großen Feldmaus sind, die im größten Teil des heutigen Verbreitungsgebietes durch eine kleinere Form ersetzt wurde.

Den Grund für diese Verschiebung hat Zimmermann (1959) in seiner Studie über die Orkney-Feldmaus in einer biologischen Unterlegenheit der älteren Form gesehen, die nach seiner Auffassung aus ihrer geringeren Vermehrungsrate (Spätreife und niedrige Wurfgröße) resultiert. Die in der Oldenburger *asturianus*-Zucht gewonnenen Ergebnisse zeigen jedoch, daß die für *orcadensis* ermittelten Werte nicht für alle *arvalis*-Randformen typisch sind. Es ist vielmehr zu vermuten, daß die extreme Spätreife und niedrige Wurfstärke der Orkney-Feldmaus sekundäre Neuerwerbungen sind, die durch das Fehlen konkurrierender *Microtus*-Arten ermöglicht und durch die Selektion begünstigt wurden, weil eine stärkere Vermehrung mangels jeglicher Ausbreitungsmöglichkeit auf dem kleinen, ärmlichen Inselkomplex nur von Nachteil sein würde. Aus den gleichen Gründen sollte wohl auch *M. a. sarnius* ein reduziertes Fortpflanzungspotential aufweisen.

Anders als diese beiden Inselformen lebt *M. a. asturianus* in einem wesentlich größeren und „offenen" Verbreitungsgebiet auf der iberischen Halbinsel, die neben ihm von weiteren *Microtus*-Formen bewohnt wird. Im Vergleich zu *M. a. arvalis* hat *asturianus* zwar eine spätere Geschlechtsreife (beim Weibchen frühestens mit 4 anstatt 2 Wochen) und eine um zwei Tage längere Tragzeit, aber eine gut 25 % höhere Wurfstärke, so daß sich insgesamt kein wesentlicher Unterschied in der Vermehrungsrate ergibt und von einer biologischen Unterlegenheit in diesem Punkte keine Rede sein kann. Wenn sich *asturianus* dennoch ebenso wie die andern körperlich überlegenen Subspezies nur als Randform zu behaupten vermochte, dann muß wohl ein anderer, ihnen allen gemeinsamer Grund für ihre offensichtliche biologische Unterlegenheit gegenüber den kleineren Subspezies gesucht werden.

Ich bin geneigt, deren Erfolg auf eine entscheidende Verhaltensänderung zurückzuführen, und zwar auf den Erwerb eines erheblich höheren Grades von intraspezifischer und offensichtlich auch interspezifischer Aggressivität, als ihn die großen *arvalis*-Formen und nota bene auch die übrigen *Microtus*-Arten aufzuweisen haben. *M. a. arvalis* ist jedenfalls von allen bisher gehaltenen *Microtus*-Formen

mit Abstand die aggressivste, und es dürfte kein Zufall sein, daß die körperlich an sich überlegenen Arten *agrestis* und *oeconomus* bei sympatrischen Vorkommen in der von *arvalis* beanspruchten Nische offensichtlich regelmäßig fehlen, während sie diese bei alleinigem Vorkommen (z. B. in Großbritannien, in Skandinavien und auf der niederländischen Insel Texel) ebenso regelmäßig mitbesetzen. Es ist daher durchaus wahrscheinlich, daß es die gesteigerte Agressivität der kleinen *arvalis*-Formen (die vermutlich sämtlich auf eine gemeinsame Ursprungsform zurückgehen) gewesen ist, welche die großen konspezifischen Konkurrenzformen, die vor ihnen das Feld beherrschten, bis auf wenige ihnen selbst nicht zusagende oder unzugängliche Randgebiete verdrängt hat.

In diesem Zusammenhang müssen möglicherweise auch die Drohrufe der Microtiden gewertet werden, denen bisher viel zuwenig Beachtung geschenkt worden ist. Ist es doch sehr auffallend, daß sich die aggressivsten Formen durch hohe und schrille Drohrufe auszeichnen, die auch nach menschlichem Empfinden wesentlich beeindruckender sind als die tiefen und gedämpften der weniger aggressiven Arten. Zu erwähnen sind hier *Arvicola terrestris, Lemmus lemmus* (gegenüber *Myopus schisticolor*) und die kleinen Subspezies von *Microtus arvalis* im Vergleich zu den größeren konspezifischen Formen ebenso wie zu den übrigen bisher untersuchten *Microtus*- und *Clethrionomys*-Arten.

Zusammenfassung

M. arvalis asturianus wurde erstmals im Laboratorium gezüchtet (bisher 412 Individuen). Seine Kreuzung mit dem mitteleuropäischen *M. a. arvalis* ergab uneingeschränkte Interfertilität. Das mittlere Geburtsgewicht lag bei 2,53 g, gegenüber 1,92 g bei *arvalis*. 70 F_1-Hybriden mit *arvalis*-Mutter wogen im Mittel 2,26 g, 28 mit *asturianus*-Mutter 2,53 g. Die in verschiedenen Altersklassen erreichten Körpergewichte und Schädellängen sind aus Tab. 1 und 2 ersichtlich.

Asturianus und *arvalis* haben verschiedene Drohrufe, der tiefere und gedämpftere von *asturianus* zeigte in der Kreuzungszucht gewisse Dominanz. Ein deutlicher Unterschied besteht auch in der intraspezifischen Aggressivität, die bei *asturianus* erheblich schwächer entwickelt ist als bei *arvalis*. Ferner ist die Jugendentwicklung von *asturianus* langsamer. Der Augenöffnungstermin liegt wie bei der andern großen Randform *M. a. orcadensis* (und vermutlich auch *sarnius*) zwei Tage später als bei *arvalis*, bei den F_1-Hybriden intermediär. Die Weibchen wurden frühestens mit 4 Wochen geschlechtsreif gegenüber 2 Wochen bei *arvalis*. Auch die mittlere Tragzeit dauert mit 22,8 Tagen zwei Tage länger als bei *arvalis*. Die mittlere Wurfstärke liegt dagegen mit 5,47 bemerkenswert höher als bei *arvalis* (4,36 bzw. 3,97) und vor allem bei *orcadensis* (2,99 bzw. 2,67).

Längere Tragzeit und Jugendentwicklung stützen die Auffassung, die großen Randformen der Feldmaus als Relikte eines älteren *arvalis*-Typs zu deuten, der im größten Teil des Verbreitungsgebietes durch einen jüngeren und kleineren ersetzt wurde. Die Ursache dafür kann aber nach der jetzt ermittelten hohen Wurfstärke von *astarianus* nicht mehr in unterlegener Vermehrungskapazität gesehen werden, wie Zimmermann es aus der extrem niedrigen Reproduktionsrate von *orcadensis* gefolgert hatte, die offensichtlich eine durch die insuläre Umwelt begünstigte Neuerwerbung darstellt. Der biologische Erfolg des kleinen *arvalis*-Typs dürfte vielmehr auf den Erwerb gesteigerter intra- und auch interspezifischer Aggressivität zurückzuführen sein. In diesem Zusammenhang wird auf die hellen und schrillen Drohrufe der besonders aggressiven und die tieferen und gedämpften der weniger aggressiven Microtiden aufmerksam gemacht.

Summary

Contribution to the knowledge of *Microtus arvalis asturianus* Miller, 1908 — with reflections on the biological success of the smaller forms of *Microtus arvalis*

The Spanish *Microtus arvalis asturianus* was bred in the laboratory for the first time (hitherto 412 individuals). The crossbreeding with the Central European *M. a. arvalis* proved unrestricted interfertility. The medium weight at birth is in *asturianus* 2,53 g, in *arvalis* 1,92 g, in 70 F_1-hybrids from *arvalis*-females 2,26 g, but in 28 F_1-hybrids from *asturianus*-females 2,53 g. Body weight and skull length at different ages are presented on tab. 1 und 2 for both subspecies.

In addition to body size, *asturianus* and *arvalis* differ in some behavioural and other biological characters. They utter markedly different threatening calls, the deeper and muffled *asturianus* performance proving some dominance in the hybrids. Like other bigger *Microtus*-forms, *asturianus* shows a substantial lower degree of intraspecific aggressiveness than *arvalis*.

The development of the young is slower than in *arvalis*. Opening of the eyes happens mainly on the twelfth day of life (like in *M. a. orcadensis* und probably in *M. a. sarnius* also), in *arvalis* on the tenth and in the F_1-hybrids on the eleventh day. Females become mature at an age of four weeks at the earliest in contrast of two weeks in *arvalis*. Medium pregnancy lasts 22,8, in *arvalis* 20,8 days. Litter size ranges from 1—9, the medium of 5,47 is considerably higher than in *arvalis* (4,36) and particularly in *orcadensis* (2,99).

The longer pregnancy and development of the young support the interpretation that the big peripheral subspecies of *Microtus arvalis* are representatives of an older *arvalis*-type, which has been replaced by a younger and smaller one in the greater part of the species' range.

Zimmermann (1959) stated undoubtedly right that this replacement must have been due to biological inferiority of the big *arvalis* forms, but his assumption that this inferiority is based on lower reproduction is not supported by the present results. It was based on the extremely low reproductive rate of *M. a. orcadensis*, which is undoubtedly a secondary acquisition favoured by the absence of other competitive Microtines and the impossibility of dispersal on the small and desolate Orkney Isles. The considerably high litter size of *asturianus* shows that the inferiority of the older *arvalis* type is to be searched for on another field than reproduction.

I suppose that superiority and success of the younger and smaller *arvalis* type are based on the acquisition of a considerably higher degree of intraspecific and interspecific aggressiveness, which enabled it to assert itself against the bigger conspecific type and to a certain degree even against bigger heterospecific competitors such as *M. agrestis* and *M. oeconomus*. It seems remarkable in this connection that the most aggressive Microtines have high and shrill threatening calls in contrast to deeper and muffled ones of the less aggressive forms. To mention are *Arvicola terrestris*, *Lemmus lemmus* in comparison with *Myopus schisticolor*, and *Microtus arvalis* not only in comparison with the big conspecific forms but also with the other species of *Microtus* and *Clethrionomys* hitherto investigated.

Literatur

Frank, F. (1956): Beiträge zur Biologie der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas), Teil II. Laboratoriumsergebnisse. — Zool. Jahrb. (Syst.) 84, p. 32—74.

— und K. Zimmermann (1956): Zur Biologie der Nordischen Wühlmaus (*Microtus oeconomus stimmingi* Nehring). — Z. f. Säugetierkunde 21, p. 58—83.

— — (1957): Über die Beziehungen zwischen Lebensalter und morphologischen Merkmalen bei der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). Zool. Jahrb. (Syst.) 85, p. 283 bis 300.

Leslie, P. H., J. S. Tener, M. Vizoso und H. Chitty (1955): The longevity and fertility of the Orkney vole, *Microtus orcadensis,* as observed in the laboratory. — Proc. Zool. Soc. London 125, p. 115—125.

Niethammer, J., G. Niethammer und M. Abs (1964): Ein Beitrag zur Kenntnis der Cabreramaus (*Microtus cabrerae* Thomas 1906). — Bonner Zool. Beitr. 15, p. 127—148.

Reichstein, H. (1964): Untersuchungen zum Körperwachstum und zum Reproduktionspotential der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas, 1779). — Z. wiss. Zool. 170, p. 112—222.

Zimmermann, K. (1959): Über eine Kreuzung von Unterarten der Feldmaus *Microtus arvalis.* — Zool. Jahrb. (Syst.) 8, p. 1—12.

Anschrift des Verfassers: Dr. F. Frank, 29 Oldenburg, Philosophenweg 16, Germany.